Cryptogamie, Algol. 1997, 18 (2): 117-137

GRATELOUPIA DORYPHORA ET *GRATELOUPIA FILICINA* VAR. *LUXURIANS* (RHODOPHYTA, HALYMENIACEAE) SUR LES CÔTES DE BRETAGNE (FRANCE)

Jacqueline CABIOCH[1], Annie CASTRIC-FEY[2], Marie-Thérèse L'HARDY-HALOS[3]* et André RIO[4]

[1]Université Pierre-et-Marie Curie, Paris VI et UPR 9042 C.N.R.S., Station Biologique de Roscoff, BP 74, F-29682 Roscoff Cedex France.
[2]Station de Biologie Marine du Muséum National d'Histoire Naturelle et du Collège de France, ADMS et GPPMA, BP 225, F-29182 Concarneau Cedex France
[3]Laboratoire de Phycologie marine, GPPMA, Faculté des Sciences de l'Université du Maine, BP 535, F-72017 Le Mans Cedex France.
[4]Université du Temps Libre de Bretagne Occidentale, section de Morlaix, F-29210 Morlaix France

ABSTRACT — *Grateloupia doryphora* (Montagne) Howe and *G. filicina* (Lamouroux) C. Agardh var. *luxurians* A. & E.S. Gepp are two exotic species now well established on the coasts of Brittany. The taxa are described, and the nature of their vector is discussed and compared with previous introductions. Their occurrence in the vicinity of shellfish farms suggests that they could have been transported by commercial molluscs. The importance of long-term surveys of coastal areas is here emphasized.

RÉSUMÉ — *Grateloupia doryphora* (Montagne) Howe et *G. filicina* (Lamouroux) C. Agardh var. *luxurians* A. & E.S. Gepp sont deux espèces introduites et actuellement installées sur les côtes bretonnes. Les thalles sont décrits et la discussion aborde le problème de leur introduction, comparé à celui d'autres espèces marines. Leur situation au voisinage de sites aquacoles, fait penser à une introduction par les échanges commerciaux de mollusques. L'importance d'un suivi des sites côtiers est soulignée.

KEY-WORDS: *Grateloupia*, introduction of marines species, Brittany coasts, France, new record.

MOTS-CLÉ : *Grateloupia*, introduction d'espèces marines, côtes de Bretagne.

INTRODUCTION

Introduites volontairement pour les besoins de l'aquaculture, ou accidentellement grâce aux supports offerts par les activités anthropiques maritimes (coques de navires, eaux de ballast, fruits de mer), les espèces marines exotiques s'installent de plus en

* Auteur chargé de la correspondance.

Source : MNHN, Paris

plus dans les écosystèmes indigènes dont la flore et la faune peuvent être modifiées en conséquence (Zibrowius, 1992). Selon les cas (Boudouresque *et al.*, 1994), ces introductions sont considérées comme facteur d'enrichissement (accroissement de la diversité) ou d'appauvrissement (régression des espèces locales, pollution génétique).

Lorsqu'elles sont de grande taille et (ou) possèdent des caractéristiques bien distinctes de celles des espèces locales, les algues introduites sont facilement repérables. Elles le sont plus encore lorsqu'elles réalisent une explosion démographique et lorsque celle-ci est synonyme de nuisance. Parmi les espèces appartenant à cette catégorie, qui en leur temps ont présenté une phase explosive parfois gênante, on peut citer *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt, *Colpomenia peregrina* (Sauvageau) Hamel, *Codium fragile* (Suringar) Hariot, *Bonnemaisonia hamifera* Hariot, *Asparagopsis armata* Harvey, *Pleonosporium caribaeum* (Boergesen) Norris (Belsher *et al.*, sous presse). D'autres espèces se comportent plus discrètement. C'est le cas actuellement de *Lomentaria hakodatensis* Yendo (Cabioch & Magne, 1987) et *Laurencia brongniartii* J. Agardh (Cabioch *et al.*, 1990). *Caulacanthus ustulatus* (Mertens) Kützing effectue une implantation discrète mais croissante sur les côtes de l'Atlantique et de la Manche (Auby, 1993 ; Rio & Cabioch, 1988).

Grateloupia filicina var. *luxurians* et *G. doryphora* sont présents sur les côtes sud des îles britanniques, le premier dès 1947 (Farnham & Irvine, 1968), le second à partir de 1969 (Farnham & Irvine, 1973). Leur développement dans le Solent et à l'île de Wight (Farnham, 1980, 1994) rendait probable leur extension aux côtes françaises de la Manche, où les conditions climatiques et marégraphiques sont similaires. Ces deux espèces sont maintenant présentes sur les côtes bretonnes où elles vivent souvent ensemble.

Après avoir examiné les thalles bretons en les comparant à ceux d'autres provenances, nous discuterons les caractères systématiques et biogéographiques de ces deux *Grateloupia* avant d'examiner leur voie possible d'introduction, et d'une façon plus générale le problème des introductions d'espèces marines.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons étudié des spécimens mis en herbier communiqués par différents récolteurs, du matériel frais et des échantillons conservés dans le formol salé neutre à 4 %. Cette dernière technique s'est avérée la moins favorable aux observations. Le formol, en modifiant quelque peu la consistance des parois cellulaires, est mauvais conservateur de la forme et de la cohésion des cellules corticales. Son emploi complique l'interprétation de l'agencement des cellules lorsqu'elles sont examinées en vue superficielle. Les spécimens d'herbier ont été regonflés dans l'eau de mer. Dans tous les cas, les coupes ont été exécutées à main levée à la lame de rasoir, puis observées dans l'eau de mer avec ou sans contraste par le bleu d'aniline à 1 % dans l'eau distillée acidifiée. Les colorations nucléaires ont été faites au carmin acétique après mordançage dans une solution aqueuse à 5 % d'alun de fer (Austin, 1959 ; Maggs & L'Hardy-Halos, 1993). Les clichés photographiques des échantillons d'herbier ont été pris à l'aide d'un appareil Reprovit Leitz.

Source : MNHN, Paris

RÉSULTATS

Grateloupia doryphora (Montagne) Howe

Basionyme : *Halymenia doryphora* Montagne 1839 : 21

Matériel examiné

Côtes de Bretagne. Lorient (Perk, 13-05-1989 ; Fournet, 11-1992, gamétophyte femelle) ; Quiberon (Le Hénaff, 10-1992, gamétophytes femelles, 11-1992, tétrasporophytes ; Rueness, 29-10-1996, gamétophyte femelle, R3943 *in* L'Hardy-Halos). St Samson en Plougasnou (Rio et collaborateurs 26.02.1993). Ile Callot en Carantec (Rio et collaborateurs 11.02.1993 ; Cabioch, 28-09-1996, n° 2-2-231-CD1, HD1, HD2, HD3, HD4 jeunes tétrasporophytes). Pempoull en St Pol de Léon (Rio et collaborateurs 28-01-1993 gamétophytes femelles et tétrasporophytes ; Rio et Cabioch, 9-02-1993, collection Cabioch n° 2-2-204-HD2, HD3 gamétophytes femelles, HD4, HD5, CD1 tétrasporophytes ; Cabioch, 25-05-1994 n° 2-2-213-CD3, HD4, HD5, HD6, HD7, HD8 tétrasporophytes ; 26-09-1996, n° 2-2-230-HD1, CD1 tétrasporophytes âgés).

Autres provenances. *ESPAGNE*, El Cantal, Malaga 17-02-1988, collection M. Ribera, gamétophytes femelles (R 3946 et R 3947 *in* L'Hardy-Halos) ; herbier de l'Université de Barcelone, BCF, A 5049 et A5050 gamétophytes femelles (R3949 et R3950 L'Hardy-Halos). *GRANDE BRETAGNE*, Portsmouth, 5-03-1996, récolte W.F. Farnham, gamétophyte mâle et tétrasporophytes (R 3952 L'Hardy-Halos).

Holotype : «*Halymenia ? doryphora* Montag. Callao. Voy. de D'orbigny. Dupetit Thouars (sic)», Pérou, Herbier Montagne n° MA 3568 PC, tétrasporophyte.

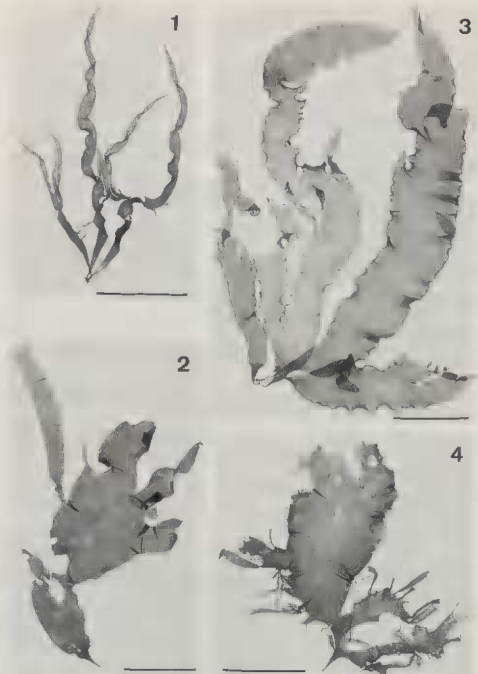
Signalée jusqu'à présent en quelques localités bien précises des côtes de Bretagne, l'espèce est suivie sur plusieurs sites de la région de Roscoff. La description suivante réalisée sur le matériel provenant de la côte nord du Finistère, permet de définir les caractères du taxon et de préciser ses variations annuelles, tant morphologiques que reproductives. Les données écologiques concernent à la fois les sites de la côte nord et ceux de la côte sud de Bretagne.

Morphologie et anatomie

Les thalles dressés naissent d'une base encroûtante réduite, d'environ 0,5 à 1 centimètre de diamètre, d'où partent généralement plusieurs pousses. Ces croûtes, de couleur brun rougeâtre foncé, à surface très brillante et gélatineuse, ont une épaisseur de 150 à 500 µm. En coupe radiale, leur organisation est de type hildenbrandioïde, analogue à celle précédemment décrite pour *Grateloupia filicina* var. *filicina* (Lamouroux) C. Agardh et *Dermocorynus montagnei* P.L. Crouan & H.M. Crouan (Cabioch & Giraud, 1982). Sur un ensemble réduit de filaments prostrés, en une ou deux couches, se développe un épais revêtement de filaments dressés à la verticale, composés chacun de 20 à 25 cellules. Celles-ci, à peu près isodiamétriques, mesurent de 8 à 10 µm de large et 7 à 9 µm de haut. Des anastomoses latérales, sous forme de fusions intercellulaires multiples ou de quelques rares synapses secondaires, sont particulièrement nettes sur les coupes tangentielles, après coloration par le bleu d'aniline.

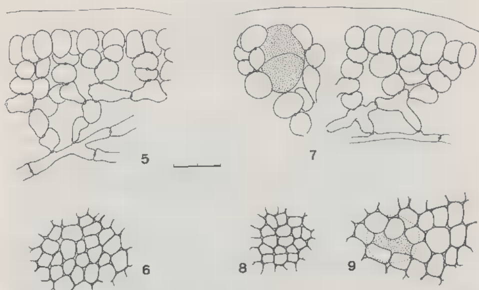
La morphologie des thalles dressés varie considérablement au cours du développement végétatif (Figs 1-4). Les petits thalles de 5 centimètres de long, récoltés en septembre, sont de fines languettes effilées au sommet et vers la base qui est cylindrique sur

Source : MNHN, Paris



Figs 1-4. *Grateloupia doryphora*. Fig. 1. Jeunes tétrasporophytes de l'île Callot (collection Cabioch n° 2-2-231-HD3, 28.09.1996). Fig. 2. Tétrasporophyte adulte de Pempoull (collection Cabioch n° 2-2-213-HD4, 25.05.1994). Fig. 3. Gamétophyte femelle adulte de Pempoull (collection Cabioch n° 2-2-204-HD3, 9.02.1993). Fig. 4. Reste de tétrasporophyte âgé de Pempoull (collection Cabioch n° 2-2-230-HD1, 26.09.1996). Barres d'échelle = 5 cm.

Source : MNHN, Paris



Figs 5-9. *Grateloupia doryphora* ; thalles observés sur le vivant (Ile Callot, 20.ix.1996). Fig. 5. Coupe transversale dans le cortex d'une région moyenne d'un thalle juvénile de 5 centimètres de long. Fig. 6. Même thalle, même région, vue superficielle des cellules corticales. Fig. 7. Coupe transversale dans la région moyenne tétrasporifère d'un thalle juvénile de 15 centimètres de long. Fig. 8. Même thalle, vue superficielle des cellules corticales vers le sommet de la plantule. Fig. 9. Même thalle, vue superficielle des cellules corticales dans la région médiane tétrasporifère. En pointillé, les tétrasporocystes. Barre d'échelle = 20 µm.

1 centimètre de long. Dans leur région médiane ces thalles mesurent 0,3 centimètre de large et 300 µm d'épaisseur. Leur couleur est d'un rouge brunâtre clair, très comparable à celle des *Palmaria palmata* (Linnaeus) O. Kuntze. Ils sont peu ou pas divisés, présentant tout au plus une dichotomie à 1,5 centimètre de la base (Fig. 1). En coupe transversale, la région médullaire d'environ 200 µm d'épaisseur, apparaît très lâche, formée de filaments enchevêtrés, avec des ponts obliques. Cette medulla est recouverte de part et d'autre, sur une épaisseur de 50 µm, par un cortex composé de courtes files de cellules (4 à 6, généralement 4) pigmentées (Fig. 5). Tout le thalle est enveloppé par une épaisse couche de mucilage. En vue superficielle, les cellules corticales présentent des contours polygonaux aux angles arrondis (Fig. 6).

D'autres pieds, également récoltés en septembre, et mesurant 15 centimètres de long (Fig. 2), présentent une ou deux dichotomies et quelques proliférations latérales. Ils atteignent une largeur de 1 centimètre et portent quelques Rhodophytes épiphytes tels que *Ceramium nodulosum* (Lightfoot) Ducluzeau et *Polysiphonia harveyi* Bailey, solidement fixés et provenant de la flore locale environnante. Epais et d'apparence froissée dans leur région médiane, ces thalles peuvent atteindre 400 à 450 µm d'épaisseur : le cortex de 60 µm, est composé de 5 couches de cellules pigmentées ; la medulla, très développée (300 µm d'épaisseur), est plus riche en filaments que celle des thalles juvéniles. Des

Source : MNHN, Paris

tétrasporocystes à division cruciée sont alors observables au sein de la couche de cellules corticales la plus externe (Figs 7, 9). Vers son extrémité distale, le thalle demeure plus mince. Il est encore juvénile, non fertile. A 2 ou 3 centimètres du sommet son épaisseur totale est de 175 µm, la medulla est lâche, surtout pourvue de ponts obliques ; le cortex, épais seulement de 30 µm, comporte 4 couches de cellules pigmentées. Les cellules corticales externes sont plus grandes dans la région médiane tétrasporifère (Fig. 9) qu'à proximité du sommet du jeune thalle (Fig. 8).

Par la suite, les thalles adultes, observés au printemps, peuvent atteindre des dimensions tout à fait remarquables : 60 centimètres de long et jusqu'à 10 centimètres de large, alors que leur épaisseur et leur aspect général demeurent constants. Par leur port et leur couleur *in situ*, ils se confondent tout à fait avec des thalles de *Palmaria palmata*. Ils s'en distinguent cependant par leur toucher soyeux, leur couleur d'un rouge un peu plus franc, leurs bords souvent ondulés pourvus de petites proliférations, et la surface finement ponctuée et grenue des gamétophytes femelles. Au début de l'été ces thalles développés se décolorent, jaunissent et se dégradent à partir de leur extrémité distale. En septembre, au moment de la pousse des plantules, nous avons récolté le reste d'un de ces vieux individus encore producteur de tétraspores (Fig. 4) mais réduit à sa base. D'une épaisseur de 300 µm, il présente un cortex de 50 à 70 µm, composé de 4 à 5 couches de cellules. La medulla est dense au voisinage du cortex, lâche au centre, avec surtout des ponts obliques. Les cellules médullaires, à trois ou quatre bras plus ou moins allongés, diffèrent des cellules étoilées caractéristiques des *Halymenia* C. Agardh. Il n'y a pas d'anastomoses visibles entre les cellules corticales externes, même après traitement par le carmin acétique (Fig. 14). Par contre, les fusions latérales sont nombreuses entre cellules de la couche interne du cortex, ainsi qu'entre celles-ci et les cellules externes de la medulla (Fig. 15). L'aspect des cellules corticales en vue superficielle demeure assez constant.

Les caractères anatomiques des thalles bretons sont très comparables à ceux de l'échantillon type de Montagne (Figs 10, 11, 12), et des spécimens provenant de Grande-Bretagne (Fig. 13). Ils sont relativement stables tout au long de l'année : l'épaisseur du thalle, dans ses régions adultes, varie de 300 à 450 µm, avec un cortex de 50 à 60 µm et un nombre relativement constant (4 à 6) de couches cellulaires corticales.

Reproduction

Dans la région de Roscoff, l'espèce présente tous les éléments d'un cycle reproducteur classique de Rhodophyte.

Les étapes sexuées ont été observées au printemps sur des pieds adultes de grande taille. Seules les structures femelles ont été repérées jusqu'à présent. Elles se reconnaissent à l'aspect ponctué et grenu qu'elles donnent à la surface des thalles (Fig. 3). Les thalles formolés examinés en coupe, ont une épaisseur de 250 µm, avec un cortex de 40 à 50 µm. On observe au centre de la medulla des gonimoblastes en forme de boules aplaties de 100 µm d'épaisseur et 150 µm de diamètre. Ils sont entourés de filaments médullaires protecteurs, l'ensemble constituant donc un cystocarpe au sens strict du terme. Celui-ci s'ouvre à l'extérieur par un pore de 30 µm de diamètre, ménagé entre les filaments corticaux.

Les tétrasporophytes sont présents en toutes saisons, mais peu repérables sur le terrain. Disséminés à la surface des régions adultes des thalles, les tétrasporocystes atteignent, à maturité, 35 µm de haut et 20 µm de large ; leur division est cruciée. Une production intense de tétraspores a été observée sur des plantules automnales de 15 centimètres de long, des thalles adultes printaniers de 20 à 50 centimètres, et des thalles âgés résiduels trouvés en automne.

Source : MNHN, Paris



Figs 10-15. *Grateloupia doryphora*. Fig. 10. Echantillon type de Montagne ; coupe transversale dans un fragment. Fig. 11. *Id.* lacis des cellules cruciformes du cortex interne. Fig. 12. *Id.* cellules corticales externes en vue superficielle. Fig. 13. Coupe transversale dans la région moyenne d'un tétrasporophyte adulte montrant un tétrasporocyste mûr et un tétrasporocyste indivis, inclus dans la couche corticale (collection W. Farnham, Portsmouth, 5.03.1996). Fig. 14. Vue superficielle de la zone moyenne d'un tétrasporophyte, après coloration des noyaux et des synapses par le carmin acétique (collection J. Cabioch 2-2-213 -- CD3, 25.05.1994). Fig. 15. Sur le même thalle écorché et coloré par le carmin acétique, lacis des cellules cruciformes du cortex interne et des cellules à longs bras de la medulla externe. En pointillé, les tétrasporocystes. Barres d'échelle = 20 µm.

Source : MNHN, Paris

Écologie

Sur la côte nord du Finistère, *Grateloupia doryphora* n'est pas actuellement une espèce proliférante, mais simplement installée dans la flore locale. Les thalles fertiles sont présents pendant une grande partie de l'année. Les plantules sont observées en automne, tandis que les adultes sont développés en février-mars. Ils se raréfient en été, mais peuvent persister à l'état fertile en septembre. Il est difficile d'évaluer la durée du cycle de vie, vraisemblablement inférieure à un an. Toutefois, l'abondance et la longue durée de la production de cellules reproductives sont des éléments particulièrement favorables à l'installation et au maintien de l'espèce qui ne semble pas se multiplier végétativement. *G. doryphora* vit en milieux calmes, dans des mares à eaux courantes de grand diamètre, situées dans la partie inférieure de la zone à *Fucus serratus* Linnaeus ; il se fixe sur des cailloux de 10 à 20 centimètres d'envergure, parfois un peu ensablés ; il est souvent accompagné de *Grateloupia filicina* var. *luxurians* dont les thalles sont fixés à proximité, sur les mêmes supports. Faiblement abondant, et pour l'instant parfaitement intégré, *G. doryphora* passe aisément inaperçu pour un observateur non averti, notamment en raison de sa ressemblance *in situ* avec *Palmaria palmata* ; son existence sur d'autres sites est donc possible et reste à détecter. Les localités connues sont situées au voisinage d'exploitations ostréicoles fonctionnelles ou parfois abandonnées : St Pol de Léon (plage de Pempoull), Carantec (île Callot), Plouezoc'h (île Sterec), Plougasnou (pointe de St Samson).

Dans la région de Lorient, *G. doryphora* est observé au même niveau marégraphique, à la fois en milieu propre (anse de Kerroc'h, comm. I. Fournet) et en milieu fortement enrichi en matière organique (Fort Bloqué). Dans ce dernier site, l'espèce vit dans des cuvettes riches en algues vertes, à proximité d'un égout (eau douce, déchets de poissonnerie). Elle semble se cantonner depuis quatre ans dans cette petite anse protégée où elle est très abondante (comm. E. Deslandes). A proximité de Kerroc'h et de Fort Bloqué existent des viviers à crustacés. En revanche, les installations ostréicoles sont plus éloignées et localisées dans la «petite mer» de Gâvres (à l'est de Lorient, à environ 12 km de Kerroc'h), dans la Ria d'Etel, dans les baies de Quiberon et de Plouharnel où elles occupent une superficie importante (comm. Affaires maritimes d'Auray).

Grateloupia filicina (Lamouroux) C. Agardh var. *luxurians* A. & E.S. Gepp 1906 : 259

Matériel examiné

St Samson en Plougasnou (Rio et collaborateurs, 15-08-1992, tétrasporophyte ; 18-08-1992, gamétophyte femelle ; 16-10-1992, tétrasporophyte). Pempoull en St Pol de Léon (Rio et Cabioch, 9-02-1993, *in* coll. Cabioch n° 2-2-204-HD1 thalle adulte stérile). Ile Callot en Carantec (Cabioch, 28-09-1996, n° 2-2-231-CD2 jeune tétrasporophyte, CD3 tétrasporophyte âgé, HD5 jeune tétrasporophyte, HD6, HD7, HD8, HD9 tétrasporophytes âgés ; 10-10-1996, n° 2-2-232-CD1, CD2, HD1 tétrasporophytes.

La seconde espèce, que nous dénommons *Grateloupia filicina* var. *luxurians*, à la suite de Farnham & Irvine (1968), est observée sur la côte nord de Bretagne, dans les mêmes biotopes et dans les mêmes conditions d'abondance que *G. doryphora* dont elle partage souvent le support. Elle semble en outre connaître un cycle annuel comparable et des variations morphologiques de même amplitude et de même rythme.

Source : MNHN, Paris

Morphologie et anatomie

Les thalles dressés naissent d'une croûte basale d'organisation similaire à celle de *G. doryphora*. Ce sont de petits disques brunâtres de quelques millimètres de diamètre d'où partent de nombreuses pousses (jusqu'à 16 pour un disque de 4 millimètres d'envergure). Ils ont une organisation de type hildenbrandioïde et leur épaisseur varie de 150 à 200 µm. Ils sont composés essentiellement de filaments verticaux agglomérés, comportant de 15 à 30 couches de cellules presque isodiamétriques, de 6 à 7 µm de large et 9 à 10 µm de haut. On y observe également des anastomoses latérales entre cellules de files contiguës.

La morphologie des thalles dressés varie considérablement au cours du développement (Figs 16-18). De jeunes pousses observées en septembre et mesurant 7 à 8 centimètres de long, ont une section cylindrique et sont longuement effilées à leur extrémité distale. Dans leur région médiane elles présentent en coupe transversale une épaisseur de 300 µm, avec une medulla de 150 µm, constituée de filaments lâches et un cortex dense composé de deux parties : une région externe, pigmentée, épaisse de 50 à 60 µm, est composée de 4 à 6 couches de cellules ; un sous-cortex formé de 3 à 4 couches de cellules plus grandes, pauvres en plastes et ayant établi, entre éléments de files contiguës, de nombreuses anastomoses. Une couche mucilagineuse assez réduite recouvre l'ensemble en surface (Figs 19, 21, 22). En vue superficielle les cellules corticales externes apparaissent de contour plus ou moins circulaire et noyées dans cette gelée (Fig. 20). A ce stade de développement le thalle est déjà producteur de tétrasporocystes à division cruciée, observables dans le cortex externe (Fig. 19). La medulla est composée de filaments enchevêtrés longitudinaux et de nombreux ponts obliques. On y observe des cellules à longs bras résultant d'anastomoses multiples (Fig. 21).

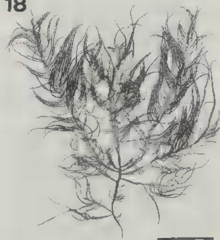
D'autres thalles, ayant 10 centimètres de long et seulement 0,2 de large, présentent une région basale légèrement aplatie et de courtes proliférations latérales cylindriques. Leur épaisseur totale vue en coupe est de 400 à 500 µm, le cortex est assez semblable au cas précédent mais la medulla est différente : elle comporte une partie centrale lâche qui se sépare à la coupe, et une partie externe dense, au contact du cortex interne. Le thalle apparaît ainsi de consistance très cartilagineuse et de section presque tubulaire. Il est consistant sur une épaisseur de 150 µm, comportant un cortex externe de 40 à 50 µm (à 4 à 5 couches de cellules), un sous-cortex de 30 µm (à 3 couches de cellules) et une medulla sous-corticale de 50 à 60 µm, formée de filaments allongés. Des individus plus développés, également récoltés en septembre, atteignent 20 centimètres de long. Leur lame principale, en ruban aplati, large de 4 millimètres, est encore effilée et cylindrique au sommet (Fig. 17) ; elle présente une ou deux dichotomies principales et de nombreuses ramifications latérales, quelquefois également dichotomes, certaines portant déjà de nombreuses proliférations de troisième ordre.

Les thalles adultes, observés au printemps, peuvent atteindre des dimensions importantes, de plusieurs décimètres de long (parfois 4). Ce sont des rubans aplatis de couleur brun rougeâtre foncé, de 5 à 6 millimètres de largeur maximale. Les lames principales, les plus larges, portent des ramifications distribuées le plus souvent dans un plan. Les ramifications d'ordre 1 sont aplaties, moins larges que les lames génératrices ; celles d'ordre 2 sont généralement nombreuses, souvent cylindriques et effilées à leur sommet (Fig. 16). Comme ceux de *G. doryphora*, les pieds développés jaunissent et disparaissent en été par destruction de leurs régions centrales les plus anciennes (Fig. 18), tandis que leurs proliférations latérales les plus distales, demeurant vivantes et foncées, sont peut-être susceptibles de bouturage. Les pieds âgés qui subsistent en fin d'été ont, dans leur région centrale, une consistance cartilagineuse et ferme. En coupe transversale la medulla apparaît dense dans sa totalité, sa partie externe s'étant fortement développée.

Source : MNHN, Paris

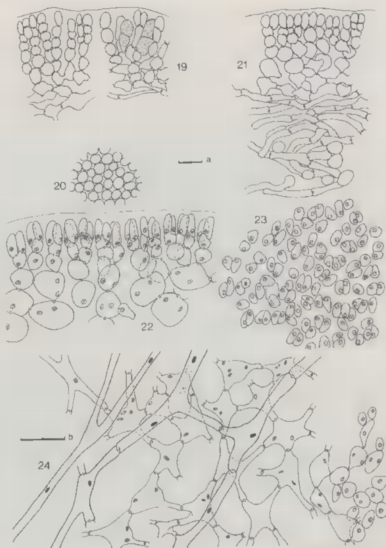






Figs16-18. *Grateloupia filicina* var. *luxurians*. Fig. 16. Tétrasporophyte adulte de Pempoull (collection Cabioch n° 2-2-204-HD1, 9.02.1993). Fig. 17. Jeune tétrasporophyte de l'île Callot (collection Cabioch n° 2-2-231-HD5, 28.09.1996). Fig. 18. Tétrasporophyte âgé de l'île Callot, (collection Cabioch n° 2-2-231-HD6, 28.09.1996). Barres d'échelle = 5 cm.

Source : MNHN, Paris



Figs 19-24. *Grateloupia filicina* var. *luxurians* ; thalles vivants et fixés (Ile Callot, 10.10.1996). Fig. 19. Coupe transversale dans la région médiane et au niveau du cortex tétrasporifère d'un thalle juvénile de 7 centimètres de long. Fig. 20. Même thalle, même région, vue superficielle des cellules corticales. Fig. 21. Coupe transversale dans la région corticale médiane d'un thalle de 10 centimètres de long. Fig. 22. Coloration par le carmin acétique d'une coupe transversale effectuée au niveau du cortex dans la zone moyenne d'un thalle adulte. Fig. 23. Même thalle, même région, vue superficielle des cellules corticales, après écrasement très vigoureux d'un fragment coloré par le carmin acétique. Fig. 24. Un aspect des filaments médullaires et des cellules corticales internes et externes, sur thalle écorché et coloré par le carmin acétique. Barres d'échelle = 20 µm ; a = figs 19 à 21 ; b = figs 22 à 24.

Source : MNHN, Paris

L'épaisseur totale du thalle est alors de 1100 µm, celle de la medulla de 800 µm ; le cortex total atteint 150 µm avec un sous-cortex de 50 µm à 3-4 couches de cellules à longs bras, et un cortex externe de 100 µm comportant jusqu'à 8 couches de cellules devenues allongées. Les figures 22, 23, 24 illustrent différentes régions d'un thalle adulte, après coloration par le carmin acétique.

Reproduction

Comme *G. doryphora*, *Grateloupia filicina* var. *luxurians* semble présenter un cycle trigénétique caractéristique.

Concernant les gamétophytes, seules les structures femelles ont été remarquées à ce jour, en été et au printemps. Ayant l'aspect de points foncés visibles par transparence, elles sont repérables à l'œil nu ou plus facilement sous la loupe. Les sections transversales des gonimoblastes adultes atteignent 150 à 250 µm de diamètre. Les gonimoblastes sont entourés de filaments protecteurs issus du gamétophyte et constituent donc des cystocarpes, d'environ 350 µm d'envergure. Ceux-ci sont légèrement saillants et s'ouvrent à l'extérieur par un pore de 15 à 30 µm de diamètre ménagé entre les cellules corticales. Au moment de leur libération, les carpospores ont un diamètre de 12 à 18 µm.

Les tétrasporophytes semblent nombreux et la production de tétraspores particulièrement intense et longue, puisque les pieds juvéniles de 7 centimètres de long en sont déjà producteurs. Les tétrasporocystes sont disséminés à la surface du thalle et se forment entre les cellules corticales externes. Ils ont, à maturité, 35 µm de haut et 20 µm de large ; leur division est cruciée. Cette abondante tétrasporogenèse, observée en été et en automne, à la fois sur des thalles juvéniles, adultes, et même très âgés, laisse supposer une production de tétraspores quasi-continue au cours de l'année.

Écologie

Grateloupia filicina var. *luxurians* vit actuellement dans les mêmes conditions que *G. doryphora* qu'il accompagne le plus souvent sur les mêmes supports constitués de graviers ensablés. Il s'agit toujours de milieux calmes, mares à eaux courantes de grande taille et situées dans la partie inférieure de la zone à *Fucus serratus*. L'espèce ne prolifère pas ; elle s'est parfaitement intégrée à la flore locale et s'y dissimule aisément. A notre connaissance sa présence n'a pas été repérée ailleurs que sur la côte nord du Finistère (Carantec, St Pol de Léon, Plouezoc'h, Plougasnou). Elle est donc à rechercher sur la côte sud où sa présence ne serait pas surprenante, notamment au voisinage d'installations ostréicoles, sur les sites déjà occupés par *G. doryphora*.

DISCUSSION

Aspects systématiques

Tous les *Grateloupia* foliacés appartiennent aux flores des mers chaudes et tempérées. Sur les côtes marocaines et mauritaniennes, la variabilité morphologique des thalles attribués à *G. lanceola* (J. Agardh) J. Agardh a conduit Ardré et Gayral (1961) à proposer le regroupement, sous ce nom, de six espèces : *G. cuneifolia* Kützing, *G. gibbesii* Harvey, *G. cutleriae* Kützing, *G. californica* Kylin, *G. lanceola* (J. Agardh) J. Agardh (= *Halymenia lanceola* J. Agardh) et *G. schizophylla* Kützing. Tout en suggérant que *Grateloupia doryphora* (Montagne) Howe (= *Halymenia doryphora* Montagne) puisse représenter une forme jeune appartenant au même complexe, ces auteurs lui conservent son statut spécifique en attendant un complément d'information, notamment à partir de cultures.

Source : MNHN, Paris

Dawson *et al.* (1964) rattachent cependant *G. doryphora* au groupe *lanceola*, et soulignent l'antériorité de la combinaison *G. doryphora*.

Ardré et Gayral (1961) ont longuement discuté l'utilisation des critères anatomiques et notamment l'épaisseur de la zone corticale, pour caractériser les *Grateloupia* foliacés. La couche corticale est plus mince dans le thalle du type de *G. doryphora* (4-5 rangs cellulaires) que dans ceux des autres espèces du complexe *lanceola* (7-9 rangs). Kylin (1941) avait déjà insisté sur la prise en compte du développement du cortex dans la définition des espèces. Irvine et Farnham (1983) indiquent un nombre très variable de couches corticales pour *G. doryphora* : les thalles âgés peuvent compter 7-10 couches corticales, alors que les autres thalles sont habituellement plus minces et correspondent à la figure 13. Une telle variabilité est intéressante à souligner dans la mesure où elle ne résulte pas de la mise en synonymie d'espèces de différentes provenances, mais concerne les seuls exemplaires des côtes britanniques (Farnham, 1978).

Les échantillons bretons sont remarquables par la relative constance de l'épaisseur du cortex, quelle que soit la taille des individus. Ils sont par ailleurs identiques au type de Montagne (Montagne, 1839). Il reste que de nouvelles investigations sont nécessaires, à la fois sur spécimens d'herbier et collections de terrain, pour mieux préciser les limites spécifiques au sein de ce complexe de *Grateloupia*. Les cystocarpes des gamétophytes femelles britanniques atteignent un diamètre plus élevé (jusqu'à 300 µm) que ceux des thalles bretons.

Grateloupia doryphora ne peut être confondu avec aucune espèce de *Kallymenia* J. Agardh, *Halymenia* ou *Schizymenia* J. Agardh. La medulla de *Kallymenia, Halymenia* ou *Cryptonemia* J. Agardh, se caractérise par la présence de cellules étoilées à contenu cytoplasmique homogène et réfringent, dont est dépourvue celle de *Grateloupia*. Les gonimoblastes de *Schizymenia dubyi* (Chauvin *ex* Duby) J. Agardh, diffèrent nettement de ceux de *Grateloupia doryphora* : ils ne sont pas entourés de filaments enveloppants et leurs carpospores sont moins nombreuses mais plus volumineuses (jusqu'à 35 µm ; Dixon & Irvine, 1977). Le tétrasporophyte du *Grateloupia* ressemble aux gamétophytes (cycle sexué à générations libres isomorphes), mais celui de *Schizymenia*, thalle encroûtant connu sous le nom d'*Haematocelis rubens* J. Agardh, est bien différent des gamétophytes foliacés, avec lesquels il constitue un cycle sexué à générations libres hétéromorphes (Ardré, 1977, 1980). En herbier, *G. doryphora* ressemble fortement à *Itonoa marginifera* (J. Agardh) Masuda & Guiry (Masuda & Guiry, 1995), mais les thalles vivants de cette dernière espèce ont une consistance gélatineuse, et leurs coupes se dilacèrent facilement.

En ce qui concerne *G. filicina* var. *luxurians*, la situation est différente car l'épaisseur du cortex est très variable selon la taille ou l'âge des thalles ; elle varie aussi entre les zones jeunes et âgées d'un même individu. Ce deuxième taxon présente d'importantes variations morphologiques au cours de son développement, mais diffère par son aspect de *G. filicina* var. *filicina* (Farnham & Irvine, 1968). En revanche, les thalles adultes rappellent beaucoup ceux d'autres Rhodophytes comme *Gracilaria multipartita* (Clemente) Harvey ou *Calliblepharis jubata* (Gooddenough & Woodward) Kützing, mais s'en distinguent nettement par leur toucher extrêmement gélatineux ; les thalles jeunes peuvent ressembler superficiellement à *Dumontia contorta* (Gmelin) Ruprecht.

Aspects écologiques

Localisation des deux taxons

EN ATLANTIQUE. Après avoir été signalé au Maroc, au Sénégal (sous le nom de *G. lanceola* ; Gayral, 1958 ; Ardré & Gayral, 1961), *Grateloupia doryphora* est actuelle-

Source : MNHN, Paris

ment connu au Ghana, en Côte d'Ivoire et en Gambie (Lawson & John, 1982) ainsi qu'aux Canaries (Afonso Carillo *et al.*, 1984). Il a été observé au nord de l'Espagne en baie de la Corogne (Pérez-Cirera *et al.*, 1989) et s'est étendu récemment aux rias galiciennes (Lopez Rodriguez *et al.*, 1991 ; Cremades Ugarte, 1992, 1995). Mais Pérez-Cirera *et al.* (1989) rappellent que J. Agardh (1841) le mentionne déjà au sud de la côte atlantique espagnole. Villalard-Bohnsack et Harlin (1997) viennent de repérer *G. doryphora* sur la côte nord-est américaine, dans la région de Rhode Island. Les thalles installés dans le Solent sont très similaires à ceux de la côte pacifique nord américaine (Farnham, 1980, 1994). En Grande-Bretagne, l'espèce s'aventure peu dans la zone subtidale : quelques thalles de petite taille ont été trouvés à la profondeur de 5-6 m ; la turbidité des eaux du Solent et le faible éclairement qui en résulte sont évoqués pour expliquer cette distribution limitée aux premiers mètres de la zone non émergée (Farnham, 1980). Il se peut aussi que l'espèce soit typiquement intertidale, et ne descende qu'exceptionnellement au-delà du niveau des basses mers. Elle n'a jamais été recueillie sur les zones subtidales régulièrement prospectées en dragages, dans la Baie de Morlaix (Cabioch *et al.*, 1992).

Sur la côte nord de Bretagne, *G. doryphora* vit en compagnie de *G. filicina var. luxurians* et se mêle à la flore diversifiée de vastes flaques caillouteuses et limpides situées au voisinage de parcs ostréicoles. Sur la côte sud de Bretagne, *G. doryphora* est également trouvé dans ce type de biotope, mais aussi dans des cuvettes enrichies en matière organique où il semble même plus abondant. Sur la côte atlantique marocaine, Gayral (1958, p. 347) remarque que l'espèce *G. lanceola* «semble particulièrement luxuriante près des villes, au voisinage des points où débouchent des eaux riches en matières organiques».

Dans la région du Solent, la population de *G. doryphora* a peu progressé depuis sa découverte en 1969 : elle s'est étendue vers l'est, sur les côtes du Sussex et elle atteint Jersey (Farnham, 1994). L'espèce accompagnatrice *G. filicina* var. *luxurians* s'est encore moins propagée (Farnham, 1980, 1994). En Bretagne nord où l'installation des deux espèces est relativement récente, il est trop tôt pour déceler une évolution simultanée des populations et une éventuelle concurrence entre elles. En Bretagne sud, *G. filicina* var. *luxurians* n'est pas encore signalé, mais il est présent en Galice (Cremades Ugarte, 1995).

EN MÉDITERRANÉE. G. doryphora est connu sur les côtes méditerranéennes espagnoles (Pérez-Cirera *et al.*, 1989 sous le nom *G. lanceola* (J. Agardh) J. Agardh ; Rull Lluch *et al.*, 1991), et italiennes (Lagune de Venise, De Masi & Gargiulo, 1982 ; Sicile, Giaccone *et al.*, 1985). Sur les côtes espagnoles, il aurait été récolté dans la région de Malaga dès 1948 (Pérez-Cirera *et al.*, 1989). A partir de 1982, il est trouvé dans l'étang de Thau où son introduction paraît liée aux pratiques ostréicoles (Riouall *et al.*, 1985). Toutefois, certains auteurs (Ben Maiz *et al.*, 1986) n'excluent pas l'idée qu'il puisse y être indigène, demeuré inaperçu en raison du caractère fragmentaire des prospections. Ces derniers auteurs précisent que la population de *G. doryphora* voisine avec une population sympatrique de *G. filicina* var. *filicina*. La variété *luxurians* de *G. filicina* est également présente en Méditerranée : elle vient d'être identifiée à proximité des installations conchylicoles de l'étang de Thau (comm. M. Verlaque).

Vecteurs d'introduction

IMPACT DES ACTIVITÉS OSTRÉICOLES, AQUACOLES ET DE LEURS DÉRIVÉS. En Bretagne, *G. doryphora* est trouvé à Lorient en 1989, puis à Quiberon en 1992 et en Baie de Morlaix en 1993. Les populations, bien implantées, se sont maintenues dans les deux secteurs. Etant donné la localisation des sites occupés, en dehors de toute installation portuaire, il est peu probable que *G. doryphora* ait effectué la traversée de la Manche grâce au trafic actuel des navires. Ce vecteur est cependant envisageable dans

Source : MNHN, Paris

d'autres cas, notamment celui d'*Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar dont les thalles britanniques proviennent de toute évidence des côtes françaises (Floc'h *et al.*, 1991 ; Castric-Fey *et al.*, 1993 ; Fletcher & Manfredi, 1995).

L'introduction de *G. doryphora* et *G. filicina* var. *luxurians* en Bretagne résulte très probablement des activités liées aux échanges commerciaux de coquillages. L'importation d'huîtres étrangères a été importante dans toute la Manche il y a une vingtaine d'années, notamment en Baie de Morlaix (Zibrowius, 1978 ; Grizel & Héral, 1991) et les huîtres sont le vecteur incontestable de l'introduction et de l'extension de *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt sur les côtes atlantiques (Gruet, 1980). Les importations exotiques sont actuellement officiellement interrompues (depuis 1970 dans la région d'Auray ; comm. Affaires Maritimes d'Auray), mais à l'intérieur des frontières de l'Europe, les échanges liés à la commercialisation des coquillages sont à la fois libérés et intensifiés. C'est ainsi que les échanges de mollusques sont très actifs entre les îles britanniques et la côte nord de Bretagne, entre l'étang de Thau et la côte sud (comm. Ifremer de Morlaix). Il est possible, dans ce cas, d'envisager pour l'arrivée des deux espèces de *Grateloupia* des origines différentes : Angleterre pour les spécimens de la côte nord de Bretagne, Méditerranée pour ceux de la côte sud.

Les sites d'installation de *G. doryphora* sur la côte sud de Bretagne se situent à plusieurs kilomètres de toute implantation aquacole. Mais on sait (Jónsson & Gunnarsson, 1982) que les spores d'algues rouges peuvent être transportées par des moyens non anthropiques sur des distances relativement importantes, et s'implanter rapidement sur de nouveaux substrats. Cette propagation est d'autant plus facile que la taille et la densité des spores sont relativement faibles, ce qui est le cas pour celles de *G. doryphora*. A partir du point d'importation des thalles générateurs, les spores peuvent donc avoir parcouru une dizaine de kilomètres avant de rencontrer et coloniser des sites favorables. Le transport des spores est vraisemblablement favorisé par les forts courants de marée qui sortent des zones ostréicoles de la mer de Gâvres et de la ria d'Etel (respectivement 4 à 5 nœuds) ; les courants sont encore assez forts (1 à 2 nœuds) dans les coureaux de Groix qui baignent les localités de Kerroc'h et de Fort Bloqué. *G. doryphora* est actuellement signalé en Galice (rias de Vigo et d'Arosa) où règne une importante activité conchylicole ; il s'y trouve en compagnie de *G. filicina* var. *luxurians* et *Lomentaria hakodatensis*, ce qui renforce la probabilité d'une introduction sur nos côtes par les mollusques. De telles introductions risquent de se multiplier à l'avenir, puisque les échanges de coquillages se font actuellement dans toutes les directions. Ainsi, dans l'étang de Thau (Méditerranée), des immersions récentes et illicites d'huîtres asiatiques en provenance des côtes nord du Japon, seraient responsables de l'introduction de *Chondrus giganteus* Yendo f. *flabellatus* Mikami. Cet étang est classé zone indemne sur le plan zoosanitaire et les exportations conchylicoles vers d'autres sites européens sont libres. Aucun obstacle ne s'oppose donc à l'extension de ce *Chondrus* exotique aux côtes atlantiques, où il serait un concurrent potentiel pour l'espèce indigène *Chondrus crispus* Stackhouse avec laquelle il est capable de rivaliser (Verlaque & Latala, 1996).

IMPACT POSSIBLE DES VARIATIONS CLIMATIQUES. L'extension de *G. doryphora* par voie naturelle, remontée des côtes espagnoles jusqu'au sud de la Bretagne, ne peut être totalement écartée. Par suite d'hivers moins rigoureux à partir des années 1988-1990, les eaux de la côte nord du Finistère montrent une tendance à un léger réchauffement, de 0,5°C en moyenne (Dauvin *et al.*, 1991 ; Sournia & Birrien, 1995). Sur la côte sud, l'élévation des températures hivernales est particulièrement nette durant les quatre dernières années : la moyenne des températures hivernales est passée de 8,9°C à 11,2°C entre 1993 et 1996 (comm. D. Le Gal, Ifremer de Concarneau). Des signalisations

Source : MNHN, Paris

intermédiaires de *G. doryphora* entre le nord de l'Espagne et le sud de la Bretagne seraient les indices d'une remontée naturelle ; en leur absence, il n'est pas interdit de penser qu'une fois introduite par les activités conchylicoles, cette espèce d'affinité tropicale, a bien réussi son installation grâce au réchauffement. Dizerbo (1990) relate le cas de l'Halimedale *Halimeda tuna* (Ellis & Solander) Lamouroux, récoltée au Croisic, au niveau des *Fucus* (septembre 1920, et mise en herbier par Cazal, 1927). Signalée fortuitement en d'autres localités inhabituelles, notamment dans la Péninsule ibérique (Lazaro, 1889), cette espèce d'affinité méridionale pourrait reparaître sur les côtes de l'Atlantique nord en conditions climatiques favorables.

On peut évoquer ici le cas de la Céramiale *Ctenosiphonia hypnoides* (Welwitsch *ex* J. Agardh) Falkenberg, dont la distribution géographique est discontinue entre les Canaries et Guernesey. Pour tenter d'expliquer cette situation, il a été suggéré que l'espèce aurait une exigence particulière à l'égard de facteurs éco-physiologiques (Ardré *et al.*, 1982). La température pourrait être le facteur concerné.

ÉCHECS ET SUCCÈS EN MATIÈRE D'INTRODUCTION. L'introduction d'espèces n'est pas toujours suivie de réussites, le pourcentage de celles-ci étant même relativement faible (Boudouresque, 1994). Parmi les tentatives manquées, on peut citer *Hypnea musciformis* (Wulfen *in* Jacquin) Lamouroux, qui fut transporté sur coquilles d'huîtres, depuis les côtes arcachonnaises jusqu'en Normandie, mais ne s'est pas maintenu sur les côtes normandes (Sauvageau, 1906). Il en est de même du Serpulidé *Hydroides ezoensis* Okuda en France (Gruet *et al.*, 1976 ; Zibrowius, 1978 ; Thorp *et al.*, 1987 ; Gruet & Baudet, sous presse). Une espèce peut réussir à s'implanter dans un secteur et échouer (ou s'implanter beaucoup plus lentement) dans un autre. Ainsi, la petite ascidie coloniale *Perophora japonica* Oka, vraisemblablement introduite avec *Sargassum muticum*, s'est largement maintenue sur les côtes et dans les ports de la Manche depuis son apparition à Saint Vaast la Hougue (Normandie) en 1982 (Monniot & Monniot, 1985). Par contre, sa réussite sur les côtes atlantiques paraît nettement plus faible : disparue du Golfe du Morbihan où elle était abondante en juin 1985 (Girard *et al.*, 1996), elle s'est seulement maintenue à l'île de Ré où elle constitue une petite population (comm. C. Monniot). D'autres espèces demeurent cantonnées au voisinage de leur lieu d'introduction. C'est le cas d'*Hydroides ezoensis* en Grande-Bretagne (Zibrowius & Thorp, 1990) ; il en est de même du gastéropode prédateur *Urosalpinx cinerea* Say qui ne s'éloigne pas des parcs à huîtres (Zibrowius, 1994). Le brouteur *Gibbula albida* (Gmelin), originaire de Mer Noire-Méditerranée et introduit en Bretagne avec des *Ostrea edulis* Linnaeus ne s'aventure pas, lui non plus, au-delà des stations ostréicoles (Delemarre & Le Neuthiec, 1995 ; Gruet & Baudet, sous presse).

Divers auteurs (Occhipinti Ambrogi, 1991 ; Boudouresque, 1994 ; Farnham, 1994 ; Ribera, 1994 ; Verlaque, 1994) soutiennent l'idée que la réussite des introductions d'espèces est facilitée en milieux stressés et pollués, à faible biodiversité naturelle. Sur la côte nord de Bretagne, *Grateloupia doryphora* et son accompagnatrice occupent au contraire des milieux propres, à forte biodiversité, au voisinage des parcs ostréicoles. Sur la côte sud, il en est de même à Kerroc'h, mais à Fort Bloqué les cuvettes habitées par *G. doryphora* sont situées à proximité d'un égout. En Corogne, l'espèce occupe les deux types de biotopes (Pérez-Cirera *et al.*, 1989). *G. doryphora* est considéré comme une espèce à dispersion lente (van den Hoek, 1987). Il est vrai qu'étant connu en Méditerranée (Malaga) depuis 1948, et installé en Grande-Bretagne (Solent) à partir de 1969, il est apparu seulement en 1989 et en 1993, respectivement sur la côte sud et la côte nord de Bretagne.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION

Dans le cadre d'un article synthétique très documenté, Ribera et Boudouresque (1995) ont abordé les différents aspects du problème d'introduction des espèces végétales marines. En raison du risque potentiel qu'elles font peser sur l'importance de la biodiversité à l'échelle même de la planète, les introductions d'espèces exotiques ont perdu leur caractère anecdotique et sont l'objet d'une grande vigilance de la part des scientifiques.

Sur les côtes de Manche-Atlantique, les introductions d'espèces marines paraissent en augmentation, et il est important d'en saisir les toutes premières étapes. Le concours des observateurs amateurs bénévoles (Universités du Temps libre, Association pour la Découverte du Monde Sous-marin) prend ici toute sa valeur. En prospectant de manière constante les sites littoraux et infralittoraux, ils assurent une surveillance efficace et l'apport de données précieuses. La synthèse scientifique de celles-ci permet d'affiner la connaissance des écosystèmes indigènes, de déceler précocement l'arrivée d'une espèce migratrice, d'analyser le comportement spécifique des taxons introduits et d'en suivre l'évolution spatio-temporelle.

REMERCIEMENTS – Ils s'adressent à B. de Reviers pour le prêt du spécimen type conservé au Museum National d'Histoire Naturelle (MA 3568) ; G. Omnes pour la réalisation des planches photographiques ; la section «Phycologie» de l'Université du Temps Libre de Morlaix et l'ADMS (Association pour le Découverte du Monde Sous-marin) pour leur travail de suivi de la flore marine intertidale et subtidale ; E. Pradier pour son aide technique très précieuse au Laboratoire de Phycologie Marine (Université du Maine) ; J. Cremades Ugarte, E. Deslandes, W.F. Farnham, I. Fournet, Y. Gruet, D. Le Gal, C. Le Hénaff, C. Monniot, F.A. Perk, M. Ribera, J. Rueness et J. Vicens, pour la communication de spécimens ou de données. Nous remercions aussi W.F. Farnham et M. Verlaque de leurs remarques constructives sur le manuscrit.

RÉFÉRENCES

AFONSO-CARILLO J., GIL-RODRIGUEZ M.C., TABRAVE R.H., VILLENA BALSA M. & WILDPRET de la TORRE W., 1984 — Adiciones y correcciones al catalogo de algas marinas bentonicas para el archipielago Canario. *Vieraea* 13 : 27-49.

AGARDH J.G., 1841 — In Historiam algarum symbolae auctore. *Linnaea* 15 : 443-457.

ARDRÉ F., 1977 – Sur le cycle du *Schizymenia dubyi* (Chauvin *ex* Duby) J. Agardh (Némastomacée, Gigartinale). *Revue algologique* N.S. 12 : 73-86.

ARDRÉ F., 1980 — Observations sur le cycle de développement du *Schizymenia dubyi* (Rhodophycée, Gigartinale) en culture et remarques sur certains genres de Némastomacées. *Cryptogamie, Algologie* 1 : 111-140.

ARDRÉ F. & GAYRAL P., 1961 – Quelques *Grateloupia* de l'Atlantique et du Pacifique. *Revue algologique* 6 : 38-48.

ARDRÉ F., L'HARDY-HALOS M.-Th. & SALDHANA L., 1982 — Observations nouvelles sur la morphologie et la répartition géographique de trois Céramiales : *Ceramium cinnabarinum, Mesothamnion caribaeum* et *Ctenosiphonia hypnoides*. *Cryptogamie, Algologie* 3 : 1-20.

AUBY I., 1993 — Evolution de la richesse biologique du Bassin d'Arcachon. *Rapport Contrat Ifremer/ SSA n° 91 5 527 019*. 298 p.

Source : MNHN, Paris

AUSTIN A., 1959 — Iron-alum aceto-carmine staining for chromosomes and other anatomical features of Rhodophyceae. *Stain Technology* 34 : 69-75.

BELSHER T., CABIOCH J., CASTRIC-FEY A., LEROUX A. & L'HARDY-HALOS M.-Th., sous presse — Effets des introductions d'espèces : Les algues macrophytes. *In* : J.-C. Dauvin (éd.), *Les biocénoses marines littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord : synthèse, menaces et perspectives* Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

BEN MAIZ N., BOUDOURESQUE C.-F. & GERBAL M., 1986 — Flore algale de l'étang de Thau : *Grateloupia doryphora* (Montagne) Howe et *G. filicina* (Wulfen) C. Agardh. *Thalassographica* 9 : 39-49.

BOUDOURESQUE C.-F., 1994 — Les espèces introduites dans les eaux côtières d'Europe et de Méditerranée : Etat de la question et conséquences. *In* : C.-F. Boudouresque, F. Briand & C. Nolan (eds), *Introduced Species in European Coastal Waters* Ecosystems research report 8, European Commission, EUR 15309, pp. 8-17.

BOUDOURESQUE C.-F., BRIAND F. & NOLAN C. (eds), 1994 — *Introduced Species in European Coastal Waters*. Ecosystems research report 8, European Commission, EUR 15309, 111 p.

CABIOCH J. & GIRAUD G., 1982 — La structure hildenbrandioïde, stratégie adaptative chez les Floridées. *Phycologia* 21 : 307-315.

CABIOCH J. & MAGNE F., 1987 — Première observation du *Lomentaria hakodatensis* (Lomentariaceae, Rhodophyta) sur les côtes françaises de la Manche (Bretagne occidentale). *Cryptogamie, Algologie* 8 : 41-48.

CABIOCH J., NOAILLES M.-C. & THOMAS J.-C., 1990 — *Laurencia brongniartii* (Rhodophyta, Céramiales) en rade de Brest, espèce nouvelle sur les côtes européennes. *Cryptogamie, Algologie* 11 : 197-202.

CABIOCH J., FLOC'H J.Y., LE TOQUIN A., BOUDOURESQUE C. F., MEINESZ A & VERLAQUE M. 1992 — Guide des Algues des mers d'Europe. Delachaux & Niestlé, Lausanne, 231 p.

CASTRIC-FEY A., GIRARD A. & L'HARDY-HALOS M.-Th., 1993 — The distribution of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) on the coast of St Malo (Brittany, France). *Botanica marina* 36 : 351-358.

CAZAL F., 1927 — Liste des algues marines récoltées de 1912 à 1927 dans le Finistère et en Loire-inférieure. *Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest de la France* 7 : 67-71.

CREMADES UGARTE J., 1992 — Report of the working group on introduction and transfers of marine organisms. *International Council for the exploration of the Sea* (ICES). Lisbon 14-17 avril 1992, CM 1992/POLL, 3, pp. 66-67 and Aberdeen 26-28 avril 1993, ICES, CM 1993/F, 3, p. 45.

CREMADES UGARTE J., 1995 — A introdución de algas mariñas alóctonas nas costas de Galiza. *Cerna* 16 : 12-15.

DAUVIN J.-C., JONCOURT M. & BIRRIEN J.-L., 1991 — Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff de 1988 à 1990. *Cahiers de Biologie marine* 32 : 545-550.

DAWSON E. Y., ACLETO O. & FOLDVIK N., 1964 — The seaweeds of Peru. *Nova Hedwigia* 13 : 1-3, 81 pls.

DELEMARRE J.L. & LE NEUTHIEC R., 1995 — Espèce introduite. Présence de *Gibbula albida* dans le Golfe du Morbihan (Morbihan) et dans la région de Paimpol (Côtes d'Armor). *Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest de la France* N.S. 17 : 54-61.

DE MASI F. & GARGIULO M.G., 1982 — *Grateloupia doryphora* (Mont.) Howe (Rhodophyta, Cryptonemiales) en Méditerranée. *Allionia* 25 : 105-108.

DIXON P. & IRVINE L.M., 1977 — *Seaweeds of the British Isles, vol. 1 Rhodophyta part 1 Introduction, Nemaliales, Gigartinales*. British Museum (Natural History) Publ. 781, 252 p.

DIZERBO A., 1990 — A propos de la présence d'*Halimeda tuna* (Ellis et Sol.) Lam. Chlorophycées, Codiacées, dans le Massif Armoricain. *Bulletin de la Société scientifique de Bretagne* 61 : 7-9.

Source : MNHN, Paris

FARNHAM W.F., 1978 — Introduction of marine algae into the Solent, with special reference to the genus *Grateloupia*. Unpublished Ph D thesis, Portsmouth Polytechnic.

FARNHAM W.F., 1980 — Studies on aliens in the marine flora of southern England. *In* : J.H. Price, D.E.G. Irvine & W.F. Farnham (eds), *The shore environment*. Volume 2, Ecosystems. London, Academic Press, pp. 875-914.

FARNHAM W.F., 1994 — Introduction of marine benthic algae into Atlantic European waters. *In* : C.-F. Boudouresque, F. Briand & C. Nolan (eds), *Introduced Species in European Coastal Waters*. Ecosystems research report 8, European Commission, EUR 15309, pp. 32-36.

FARNHAM W.F. & IRVINE L.M., 1968 — Occurence of unusually large plants of *Grateloupia* in the vicinity of Portsmouth. *Nature, London* 219 : 744-746.

FARNHAM W.F. & IRVINE L.M., 1973 — The addition of a foliose species of *Grateloupia* to the British marine flora. *British phycological Journal* [redacted] : 208-209.

FLETCHER R.L. & MANFREDI C., 1995 — The occurrence of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) on the South Coast of England. *Botanica Marina* 38 : 355-358.

FLOC'H J.-Y., PAJOT R. & WALLENTINUS I., 1991 — The japanese brown alga *Undaria pinnatifida* on the coasts of France and its possible establishment in European waters. *Journal du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 47 : 379-390.

GAYRAL P., 1958 — *Algues de la côte atlantique marocaine*. Rabat, Collection La nature au Maroc, 524 p.

GEPP A. & GEPP E.S., 1906 — Some Marine Algae from new South Wales. *J. Bot.* 44 : 249-261 + pl. 481.

GIACCONE G., COLONNA P., GARZIANO C., MANNINO A.M., TORNATORE E., CORMACI M., FURNARI G. & SCAMMACA B., 1985 — Revisione della flora marina di Sicilia e isola minori. *Bolletino della Accademia Gioenia di Scienze naturali* 18 : 537-781.

GIRARD A., L'HARDY-HALOS M.-Th., CASTRIC-FEY A., 1996 — Inventaire de la faune et de la flore sur les fonds rocheux sublittoraux du Golfe du Morbihan et de la Ria d'Etel. Convention Znieff 94, A.D.M.S. 1996, 167 p.

GRIZEL H. & HERAL M., 1991 — Introduction into France of the japanese oyster (*Crassostrea gigas*). *Journal du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 47 : 399-403.

GRUET Y., 1980 — Progression de l'algue brune *Sargassum muticum* sur les côtes de la Manche. *Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest de la France* N.S. 2 : 1-2.

GRUET Y. & BAUDET J., sous presse — Les introductions d'espèces d'invertébrés marins. *In* : J.-C. Dauvin (éd.), *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord : synthèse, menaces et perspectives*. Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle.

GRUET Y., HÉRAL M. & ROBERT J.M., 1976 — Premières observations sur l'introduction de la faune associée au naissain d'huîtres japonaises *Crassostrea gigas* (Thunberg) importé sur la côte atlantique française. *Cahiers de Biologie marine* 17 : 173-184.

HOEK C. van den 1987 — The possible significance of long-range dispersal for the biogeography of seaweeds. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 41 : 261-272.

IRVINE L.M. & FARNHAM W.F., 1983 — Halymeniaceae : 17-29 *In* : IRVINE L.M., *Seaweeds of the British Isles, vol.1 Rhodophyta part 2A Cryptonemiales (*sensu stricto*) Palmariales, Rhodymeniales*. British Museum (Natural History) Publ. 871, 113 p.

JÓNSSON, S. & GUNNARSSON K., 1982 — Marine algal colonization at Surtsey. *Surtsey Research Progress Report* 9 : 33-45.

KYLIN H., 1941 — Californische Rhodophyceen. *Lunds Universitets Arskrift* 37 : 1-47.

LAWSON G.W. & JOHN D.M. 1982 — The marine algae and coastal environment of tropical west Africa. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 70, 455 p.

LAZARO B., 1889 — Datos para la Flora algologica del norte y noroeste de Espana. *Anales Sociedad española de Historia natural* 19 : 279-294.

LOPEZ RODRIGUEZ M.C., CREMADES J. & BARBARA I., 1991 — Fragmenta Chorologica Occidentalia, Algae, 3260-3284. *Anales del Jardin Botanico de Madrid* 49 : 97-100.

Source : MNHN, Paris

MAGGS C.A. & L'HARDY-HALOS M.-Th., 1993 — Nuclear staining in algal herbarium material : a reappraisal of the holotype of *Callithamnion decompositum* J. Agardh (Rhodophyta). *Taxon* 42 : 521-530.

MASUDA M. & GUIRY M., 1995 — Reproductive morphology of *Itonoa marginifera* (J. Agardh) gen. and comb. nov. (Nemastomaceae, Rhodophyta). *European Journal of Phycology* 30 : 57-67.

MONNIOT C. & MONNIOT F., 1985 — Apparition de l'Ascidie *Perophora japonica* sur les côtes et dans les ports de la Manche. *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biogéographie* 61 : 111-116.

MONTAGNE J.F.C., 1839 — Florula Boliviensis stirpes novae et minus cognitae. Plantae cellulares. *In* : d'Orbigny A. *Voyage dans l'Amérique méridionale* 7 : 1-9.

OCCHIPINTI AMBROGI A., 1991 — The spread of *Tricellaria inopinata* into the lagoon of Venice : an ecological hypothesis. *In* : Bigey F.P. (éd.) Bryozoaires actuels et fossiles. *Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest de la France*, mémoire hors série, pp. 299-308. International Bryozoology Association, 8th International Conference, Paris, July 1989.

PÉREZ-CIRERA J.L., CREMADES J. & BARBARA I., 1989 — *Grateloupia lanceola* (Cryptonemiales, Rhodophyta) en las costas de la Peninsula Iberica : Estudio morfologico y anatomico. *Lazaroa* 11 : 123-134.

RIBERA M., 1994 — Les macrophytes marins introduits en Méditerranée : biogéographie. *In* : C.-F. Boudouresque, F. Briand & C. Nolan (eds), *Introduced Species in European Coastal Waters*. Ecosystems research report 8. European Commission, EUR 15309, pp. 37-43.

RIBERA M.A. & BOUDOURESQUE C.-F., 1995 — Introduced marine plants, with special reference to macroalgae : mecanisms and impact. *In* : F.E. Round & D.J. Chapman (eds), *Progress in Phycological Research* [Biopress Ltd] 11 : 187-267.

RIO A. & CABIOCH J., 1988 — Apparition du *Caulacanthus ustulatus* (Rhodophyta, Gigartinales) dans la Manche occidentale. *Cryptogamie, Algologie* 9 : 231-234.

RIOUALL R., GUIRY M.D. & CODOMIER L., 1985 — Introduction d'une espèce foliacée de *Grateloupia* dans la flore marine de l'étang de Thau (Hérault, France). *Cryptogamie, Algologie* 6 : 91-98.

RULL LLUCH J., RIBERA M.A. & GOMEZ GARRETA A., 1991 — Quelques Rhodophyta intéressantes de la Méditerranée. *Nova Hedwigia* 52 : 149-159.

SAUVAGEAU C., 1906 — A propos du *Colpomenia sinuosa* dans les huîtrières de la rivière de Vannes. *Bulletin de la Station biologique d'Arcachon* 9 : 1-14.

SOURNIA A. & BIRRIEN J.L., 1995 — La série océanographique côtière de Roscoff (Manche occidentale) de 1985 à 1992. *Cahiers de Biologie marine* 36 : 1-8.

THORP C.H., PYNE S. & WEST S.A., 1987 — *Hydroides ezoensis* Okuda, a fouling serpulid new to British coastal waters. *Journal of natural History* 21 : 863-877.

VERLAQUE M., 1994 — Inventaire des plantes introduites en Méditerranée : origines et répercussions sur l'environnement et les activités humaines. *Oceanologica Acta* 17 : 1-23.

VERLAQUE M. & LATALA A., 1996 — Sur une espèce japonaise de *Chondrus* (Gigartinaceae, Rhodophyta) accidentellement introduite dans l'étang de Thau (France, Méditerranée). *Cryptogamie, Algologie* 17 : 153-164.

VILLALARD-BOHNSACK M. & HARLIN M.M., 1997 — The appearance of *Grateloupia doryphora* (Halymeniaceae, Rhodophyta) on the northeast coast of Nort America. *Phycologia*. Sous presse

ZIBROWIUS H., 1978 — Introduction du Polychète Serpulidae japonais *Hydroides ezoensis* sur la côte atlantique française et remarques sur la propagation d'autres espèces de Serpulidae. *Téthys* 8 : 141-150.

ZIBROWIUS H., 1992 — Ongoing modification of the Mediterranean fauna and flora by the establishment of exotic species. *Mésogée, Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle de Marseille* 51 (1991): 83-107.

Source : MNHN, Paris

ZIBROWIUS H., 1994 — Introduced invertebrates : examples of success and nuisance in the European Atlantic and in the Mediterranean. *In* : C.-F. Boudouresque, F. Briand & C. Nolan (eds), *Introduced Species in European Coastal Waters*. Ecosystems research report 8, European Commission, EUR 15309, pp. 44-49.
ZIBROWIUS H. & THORP C.H., 1990 — A review of the alien serpulid and spirorbid polychaetes in the British Isles. *Cahiers de Biologie marine* 30 : 271-285.

Note ajoutée sur épreuve

La découverte récente de *Grateloupia doryphora* dans la flaque de l'île Verte à Roscoff (21 avril 1997, collecte A. Durville *in* herbier de la Station Biologique), localité non voisine des zones ostréicoles, laisse envisager que l'espèce est actuellement en voie d'expansion. Il s'agit d'un tétrasporophyte formé d'une croûte basale réduite d'où partent quatre lames dressées de grande taille ; la plus grande de ces lames atteint 60 centimètres de long et 8 centimètres de large.

Source : MNHN, Paris